© Copyright 1989 by University of Siena - Siena - Italy
3rd INTERNATIONAL SEMINAR ON APTERYGOTA
R. Dallai editor

LES COLLEMBOLES NEANURINAE: ELEMENTS POUR UNE SYNTHESE PHYLOGENETIQUE ET BIOGEOGRAPHIQUE

P. CASSAGNAU

Laboratoire d'Ecologie des Invertébrés terrestres - URA CNRS 333 - Université P. Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex France.

Nous avons montré dans des travaux précédents (1980, 1983) la nécessité de reprendre à zéro la systématique des *Neanurinae* et proposé le découpage de cette sous-famille en sept lignées auxquelles nous n'avions pas attribué de signification taxinomique précise en attendant le résultat d'analyses en cours. Les nombreuses récoltes et observations faites depuis n'ont fait que confirmer les grandes lignes de nos subdivisions dont certaines nous apparaissent comme susceptibles de servir de cadre supragénérique rendant bien compte de l'évolution phylétique et des ségrégations biogéographiques du groupe, d'autres plutôt comme des tendances évolutives moins strictement superposables à la cladogenèse.

Nous resituerons tout d'abord notre démarche dans le contexte des tentatives précédentes qui avaient pour but de trouver une structure cohérente aux Poduromorphes à pièces buccales modifiées.

Le premier à morceller les *Achorutes* fut Boerner en 1906 sur la base du capitulum maxillaire. Aux côtés d'*Achorutes* (s. genres *Achorutes, Lobella, Gnatholonches, Acanthanura*) il crée le genre *Protanura* à pièces buccales primitives, y incluant les *Morulina*, et laisse le genre *Paranura* dans les *Pseudachorutini*. Caroli introduit par la suite dans les *Achorutes* s.l. deux nouveaux sous-genres cryptopyges européens *Lathriopyga* et *Bilobella* (1912). Linnaniemi (1912), Handschin (1929), Denis (1933) ne s'écartent pas de ce schéma, mais ce dernier auteur propose déjà chez les *Achorutes* le nombre des yeux et la disparition du pigment hypodermique bleu comme critères essentiels pour séparer des groupes d'espèces. En 1951 Stach combinant la régression furcale et la bilobation du sixième segment abdominal isole les *"Bilobidae"* des autres familles telles que les *Brachystomellidae, Pseudachorutidae, Anuridae*.

La prééminence donnée à la régression furcale ou à l'évolution des pièces buccales dans un découpage supragénérique nous paraissait alors peu défendable, ce qui nous incitait en 1955 à revenir à une seule famille, les *Neanuridae*, regroupant *Anuridae, Pseudachorutidae* et *Bilobidae* de Stach. Les Neanuriens à 5+5 yeux y étaient isolés dans le genre *Morulodes*.

En 1961, Yosii isole des *Pseudachorutidae* les *Anurida* aveugles et les *Paranura* regroupés dans la famille des *Aphorommidae* et propose au sein des *Neanuridae (Bilobidae* de Stach*)* trois tribus *(Morulini, Neanurini, Lobellini)* d'après la présence éventuelle d'un organe postantennaire et de réticulations tégumentaires dont les *Lobellini* seraient dépourvus. Cette classification sera abandonnée dans ses travaux ultérieurs. En 1977 il revient à une seule famille, les *Neanuridae* regroupant *Pseudachorutinae* et *Neanurinae*.

En 1964 reprenant les pièces buccales comme caractère essentiel et poussant à l'extême l'utilisation de leur structure fine, Salmon démembre les Poduromorphes à pièces buccales modifiées en 6 familles, faisant fi de la plupart des autres caractères. Les *Neanurinae* tels qu'ils sont envisagés ici se trouvent dispersés entre *Brachystomellidae, Anuridae, Protachoru-*

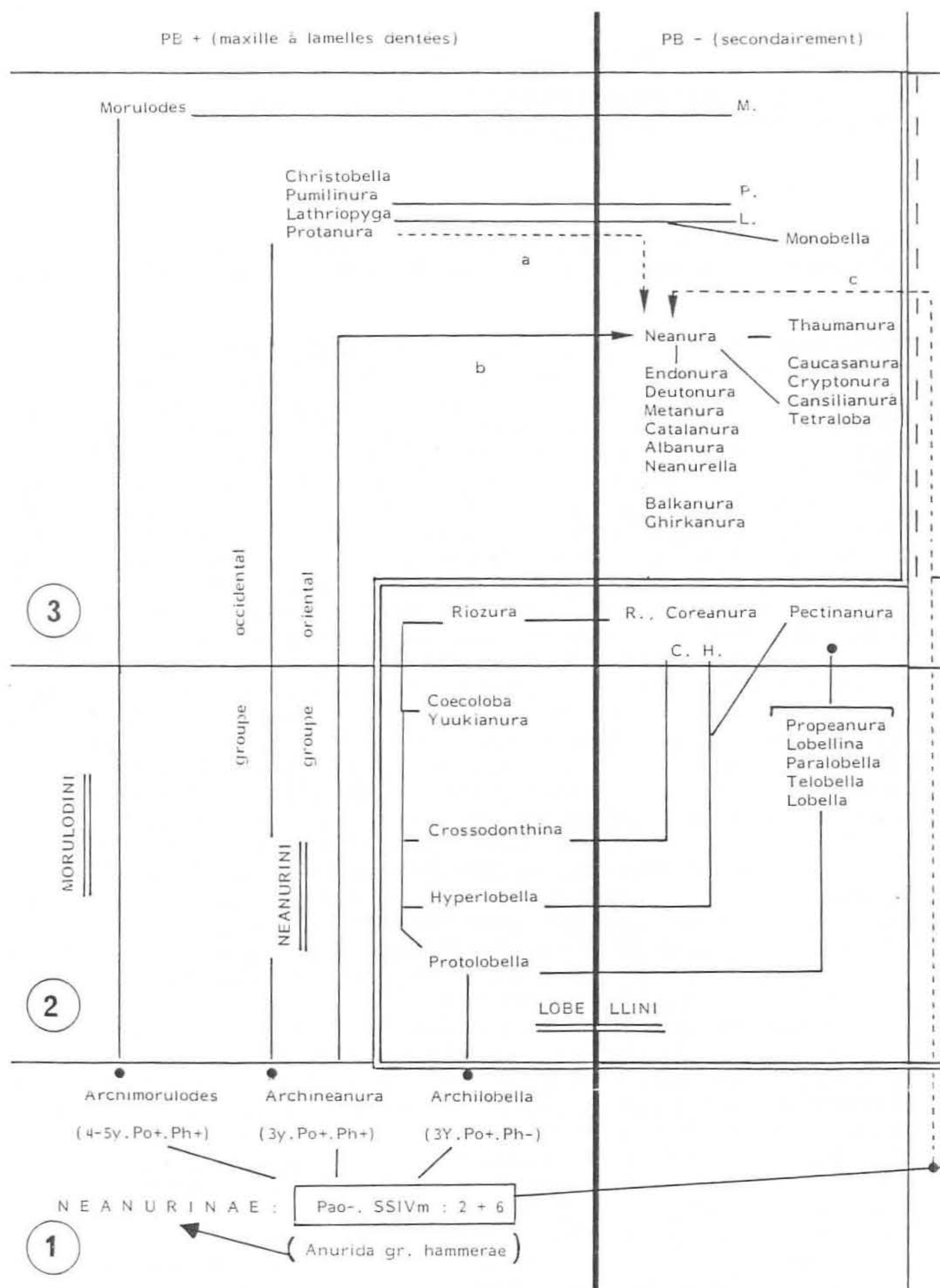
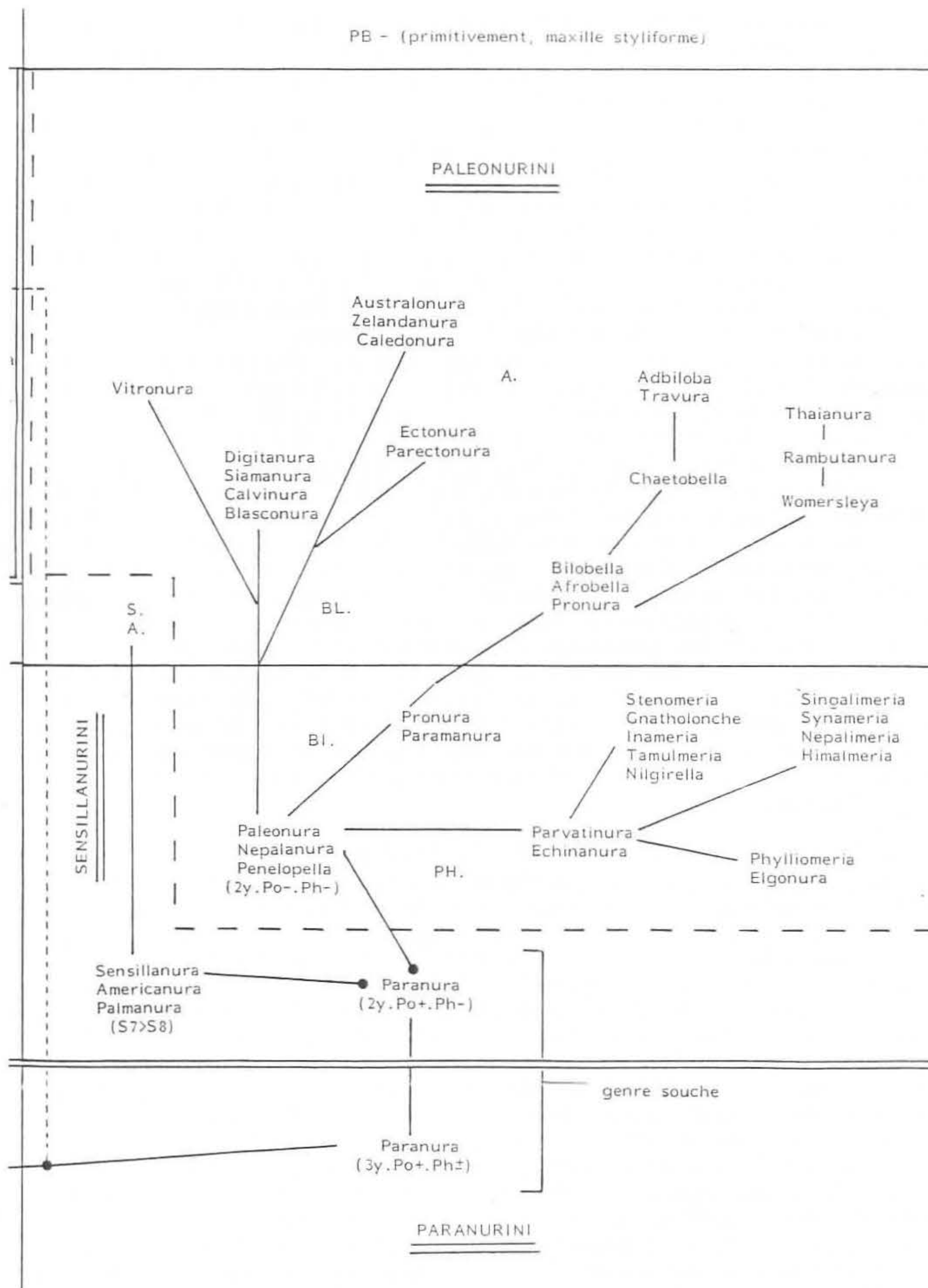


Tableau phylogénétique : 1- Tuberculisation nulle. 2- Tuberculisation incomplète. 3- Tuberculisation complète. PB+: pièces buccales primitives. PB-: pièces buccales réduites. Trait vertical épais: limite entre les formes à p.b. primitives et celles à p.b. réduites. Trait vertical fin: limite entre les formes à p.b. secondairement réduites et celles à p.b. primitivement



réduites. Double trait: limite entre les formes à pigment hypodermique bleu (à gauche) et celles sans pigment (à droite). Tirets longs: limite entre les formes à pigment oculaire bleu (à gauche) et celles sans pigment (à droite). (voir explications dans le texte).

tidae, Neanuridae! Sans aller aussi loin, Massoud en 1967 utilise toujours les pièces buccales pour le découpage en tribus des sous-familles *Pseudachorutinae* et *Neanurinae,* ces derniers étant subdivisés en *Morulini, Protanurini, Crossodonthini, Neanurini.*

La plupart de ces tentatives s'appuient en fait sur un très petit nombre de caractères dont on n'a pas testé la fiabilité, soit pour définir un ensemble "néanurien" cohérent, soit pour le découper en catégories supragénériques. En particulier le caractère essentiel mis en avant pour définir les *Achorutini* de Boerner, les *Bilobidae* de Stach ou les *Neanurinae* de Massoud est la bilobation du 6ème segment abdominal, ce qui explique entre autre l'ostracisme vis à vis des *Paranura* et l'introduction de certains *Uchidanurinae* dans ce système (Massoud 1967). Nous avons souligné ailleurs (1983) le manque de fiabilité de ce caractère.

Nous ne reviendrons pas sur la plupart des caractères morphologiques utilisables chez les *Neanurinae,* une étude subexhaustive en ayant été publiée par Deharveng en 1983. Nous rappellerons simplement ceux qui peuvent servir à définir cette sous-famille (dont les *Morulinae* sont exclus), en soulignant le fait qu'aucun d'eux pris isolément n'est un marqueur absolu, mais que c'est leur combinaison qui s'avère comme le meilleur critère à retenir: réduction des cornéules (jamais plus de 5+5), disparition de la furca, de la pars molaris de la mandibule, de l'organe postantennaire, des soies impaires sur le 6ème tergite abdominal, structure sensorielle dorsale du 4ème segment antennaire combinant 2+6 soies spécialisées subcylindriques courbes et 4 triplets de soies longues et mousses.

A ceci s'ajoutent des tendances évolutives dont les plus fréquentes sont l'hétérochaetose, la tuberculisation des aires chétotaxiques, la bilobation du 6ème et du 5ème segment abdominal, l'apparition d'un réseau de réticulations et de grains tégumentaires tertiaires, la réduction du capitulum maxillaire à un stylet et du nombre des dents de la mandibule. Mais ces tendances sont loin de se manifester avec la même intensité dans les diverses lignées.

EVOLUTION DES CARACTERES ET TAXINOMIE.

Si l'on compare les stades apomorphes terminaux des *Pseudachorutinae* et les états plésiomorphes des caractères néanuriens, il ne fait pas de doute que c'est dans les *Anurida* néarctiques qu'il faut rechercher l'origine des *Neanurinae*. Fjellberg a entre autre récemment souligné la parenté manifeste des patterns chétotaxiques des *Paranura* et des *Anurida* du groupe *hammerae* (1985). Il suffit de la perte du postantennaire et de la modification de la garniture sensorielle du 4ème article antennaire pour passer des *Pseudachorutinae* aux *Neanurinae*.

Ce passage a pu se faire à partir d'*Anurida* à 5 yeux et à pigment hypodermique bleu (Stade hypothétique "*Archimorulodes*"), puis par perte de 2 cornéules (Stade *Archineanura*), ou de deux cornéules et du pigment hypodermique (Stade *Archilobella*), chez des formes non tuberculisées et à pièces buccales primitives (Stade évolutif 1 dans le tableau précédent).

Parallèlement il semble que soit apparue très tôt une réduction des pièces buccales dès ce stade atuberculé encore pigmenté, dont *Paranura colorata* nous donne une bonne image, avec son capitulum maxillaire encore trifide et sa chétotaxie labrale complexe (Fjellberg 1985), rappelant son origine anuridienne. Nous avons là l'enracinement de 4 tribus de base que nous proposons sous le nom de *Morulodini, Neanurini, Lobellini, Paranurini.* Rappelons que dans nos travaux précédents le genre *Paranura* était partie intégrante de la lignée néanurienne, alors qu'il nous semble plus pru-

dent de l'isoler maintenant en tant que genre souche à l'origine de radiations adaptatives ultérieures.

Chez les *Morulini* et *Neanurini* les espèces actuelles ont acquis d'emblée une tuberculisation très évoluée (Stade 3 du tableau phylogénétique), la réduction des pièces buccales étant un phénomène plus tardif, par exemple chez *Morulodes setosus* et les *Pumilinura* et *Lathriopyga*, dans le groupe occidental des *Neanurini*.

L'origine du groupe oriental est plus difficile à préciser: soit à partir des *Protanura* méditerranéens (hypothèse a), soit d'un stade aujourd'hui disparu (hypothèse b, la plus probable). Il n'est pas impossible non plus qu'ils se soient diversifiés par tuberculisation d'un stade Paranurien bleu (hypothèse c).

Chez les *Neanurini*, en fin d'évolution, le pigment bleu et les cornéules peuvent disparaitre secondairement, mais le contexte fourni par les autres caractères (la tuberculisation en particulier) permet le cas échéant de lever les ambiguités.

Chez les *Lobellini*, tuberculisation et évolution des pièces buccales vont aller de pair, avec des stades intermédiaires nombreux (Stade 2 du tableau phylogénétique pour la tuberculisation), ce qui rend souvent difficile la caractérisation des genres suivant le type de hiérarchie que l'on attribue aux divers critères retenus. Là encore la disparition secondaire des yeux (*Yuukianura, Coecoloba*) ne soulève guère de difficultés, l'individualisation des tubercules antenaires ou la structure des pièces buccales rattachant ces formes aux genres oculés voisins.

Les *Paranurini* vont nous révéler une différenciation progressive par paurochaetose ou début de tuberculisation et de réticulation. La présence ou l'absence du pigment hypodermique bleu permet de séparer deux types d'espèces au sein des *Paranura* qu'il semble hasardeux pour l'instant d'isoler en deux sous-genres.

En dérive manifestement la tribu des *Sensillanurini* dans laquelle la perte secondaire des cornéules, la tuberculisation du corps ou l'hétérochaetose souvent spectaculaire ne parvient pas à masquer le caractère clé qu'est l'hypertrophie de la sensille courbe S7 sur le 4ème article antennaire.

La réduction du système oculaire dans les tribus que nous venons d'analyser se traduit par la diminution du diamètre des cornéules puis par leur disparition entraînant celle du pigment noir. Un processus très différent est celui qui conduit à l'élimination de ce dernier, sans doute par enzymaphérèse brusque, sans qu'il y ait pour autant dégénérescence des cornéules. Ce phénomène présente à notre avis une signification évolutive majeure à l'origine des *Paleonurini*, même si au niveau chétotaxique n'existe pas de hiatus profond entre *Paranura* et *Paleonura*.

Les *Paleonurini* inférieurs montrent une tuberculisation variable, toujours incomplète et difficile à utiliser comme critère supraspécifique. Leur étude est rendue délicate par l'absence de caractères apomorphiques spectaculaires, les principales tendances évolutives pouvant se résumer de la façon suivante:

1 - Réduction de taille, tendance à l'homochaetose, régression de l'appareil oculaire, épaississement des sensilles antennaires; localisées dans les couches profondes des sols tropicaux ou équatoriaux, ces espèces toujours rares sont encore à l'étude. Les *Nepalanura* décrits par Yosii en font partie.

2 - Multiplication des soies sensorielles spécialisées sur les aires latérales abdominales (cf les *Penelopella*).

3 - Migration centripète des soies dorso-internes de la rangée postérieure de la tête, tendant à former un groupe axial impair.

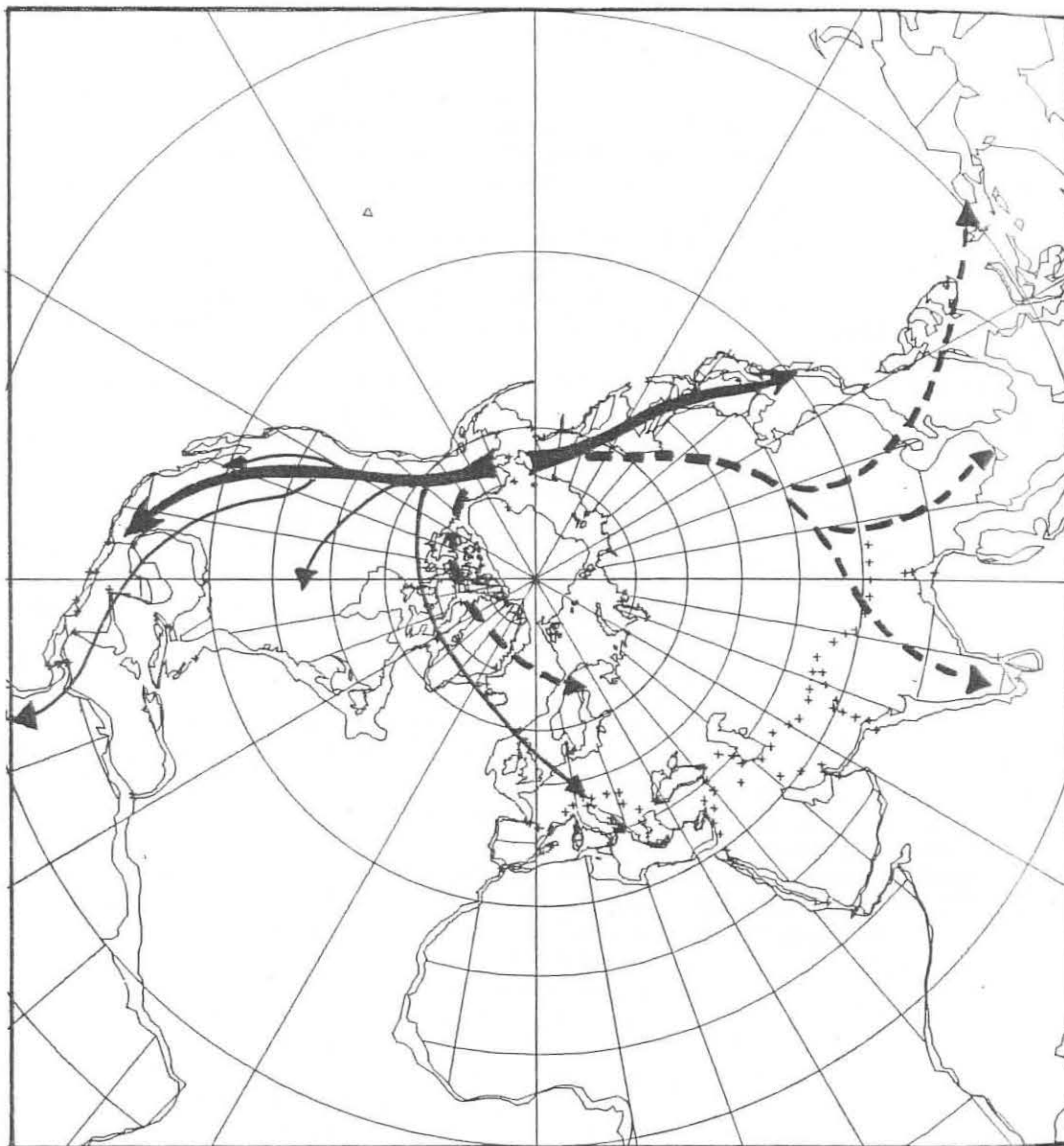


Figure 1: Expansion des *Paranura* à pigment hypodermique bleu (flèches épaisses), des *Paranura* sans pigment hypodermique (flèches en tirets), des *Sensillanurini* (flèches fines). (fond d'après Smith et Briden 1977, actuel).

4 - Même processus centripète sur le 5ème tergite abdominal.

5 - Soudure centrifuge des soies dorso-internes avec les dorso-externes et les dorso-latérales sur le 5ème tergite abdominal.

6 - Soudure centrifuge des soies dorso-externes avec le groupe dorso-latéral sur le 4ème tergite abdominal.

7 - Disparition des macrochètes dorso-externes sur les segments abdominaux 1 à 4.

8 - Soudure des segments abdominaux 5 et 6, ou 4 à 6 et apparition de l'hétérogastrie.

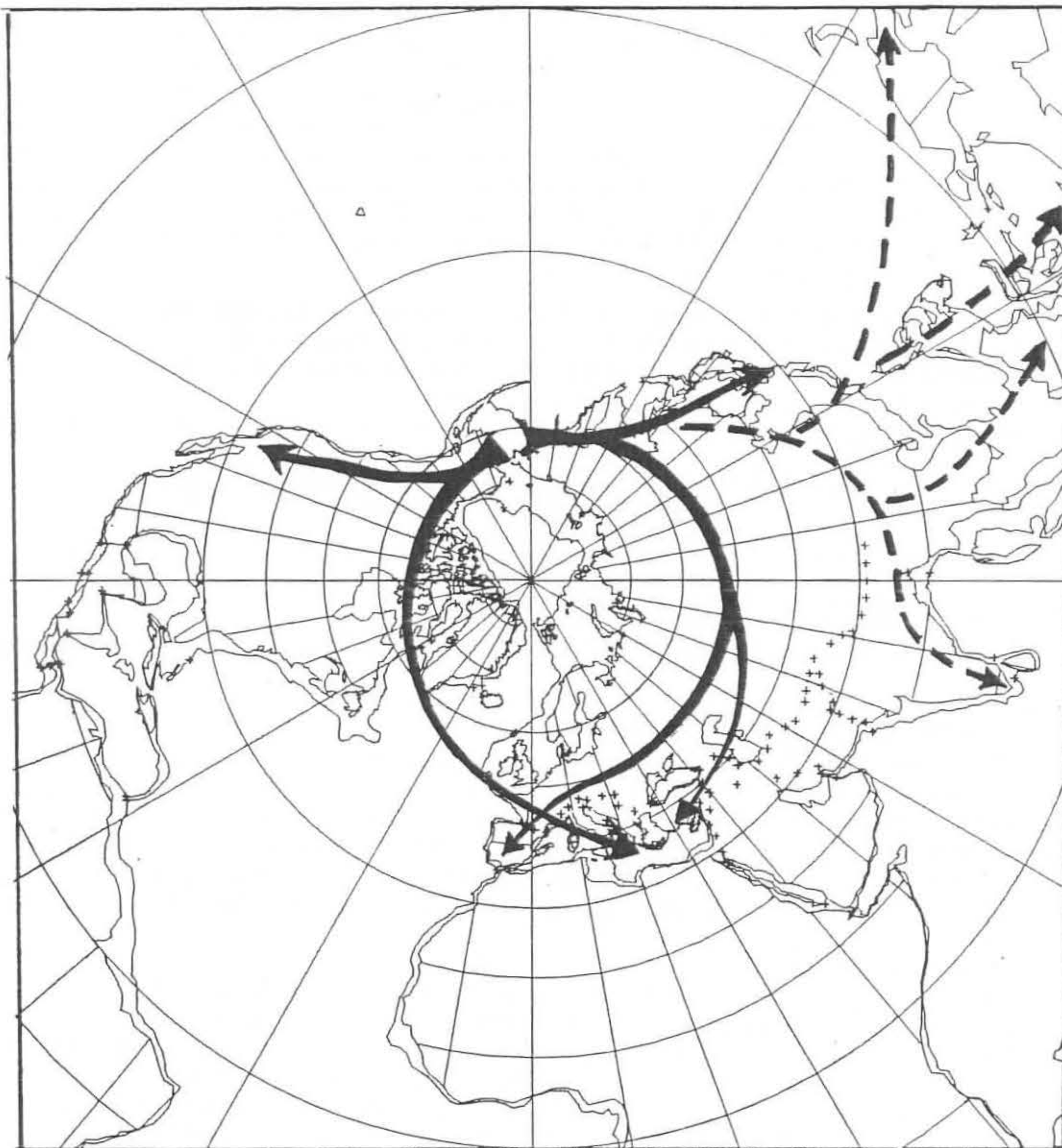


Figure 2: Expansion des *Neanurini* (flèches épaisses) et des *Lobellini* (flèches en tirets). (fond d'après Smith et Briden 1977, actuel).

Ces tendances vont se combiner mais leurs émergences asynchrones nous incitent à ne pas les utiliser pour un morcellement supragénérique de la tribu des *Paleonurini*. On peut cependant déceler des axes évolutifs conduisant à des types structuraux auxquels nous garderons le terme volontairement vague de lignées, déjà utilisé dans des travaux précédents et dont la délimitation est bien entendu provisoire tant que nous ne maîtriserons pas mieux le problème de parallélisme des caractères (cf. à ce sujet la communication de L. Deharveng dans ce même volume).

- La tuberculisation des *Paleonura* plésiomorphes conduit à la lignée blasconurienne (BL.) où l'apparition du caractère 3 individualise un élément australonurien (*Australonura, Zelandanura, Ectonura*) (A.).

- Dès le stade paucituberculé le caractère 5 (*Pronura*) combiné parfois au 7 (*Paramanura*) sert de signature à la lignée bilobellienne (B.) dont les formes les plus spécialisées voient évoluer les tubercules dorsaux en digitations cylindriques (*Thaianura, Womersleya, Rambutanura*).
- La tuberculisation reste faible ou même nulle chez la plupart des formes hétérogastres (caractère 8) regroupées dans la lignée phylliomérienne (PH.) dans laquelle peut réapparaître le caractère 5 (*Phylliomeria*). Ici les structures apomorphes seront très diversifiées, surtout en Asie, (hétérochaetose et plurichaetose intenses, digitations latérales, grain secondaire hypertrophié ...).

On voit au total que dans la pratique, mises à part les quelques espèces secondairement aveugles ou dépigmentées, la plupart des *Neanurinae* peuvent être triés sur des caractères facilement observables même à faible grossissement, d'après le tableau suivant:

Pigment hypodermique bleu présent	Pas de pigment hypodermique bleu		
4 à 5 cornéules *Morulodini* 3 à 2 cornéules tuberculisation totale *Neanurini* 3 cornéules a- ou paucituberculés *Paranurini* I	3 cornéules pigmentées - Pièces buccales réduites a- ou paucituberculés *Paranurini* I * - Pièces buccales primitives ou pièces buccales réduites + tuberculisation totale *Lobellini*	2 cornéules pigmentées - S7 = S8 *Paranurini* II - S7 > S8 *Sensillanurini*	2 cornéules dépigmentées *Paleonurini*

HYPOTHESES BIOGEOGRAPHIQUES.

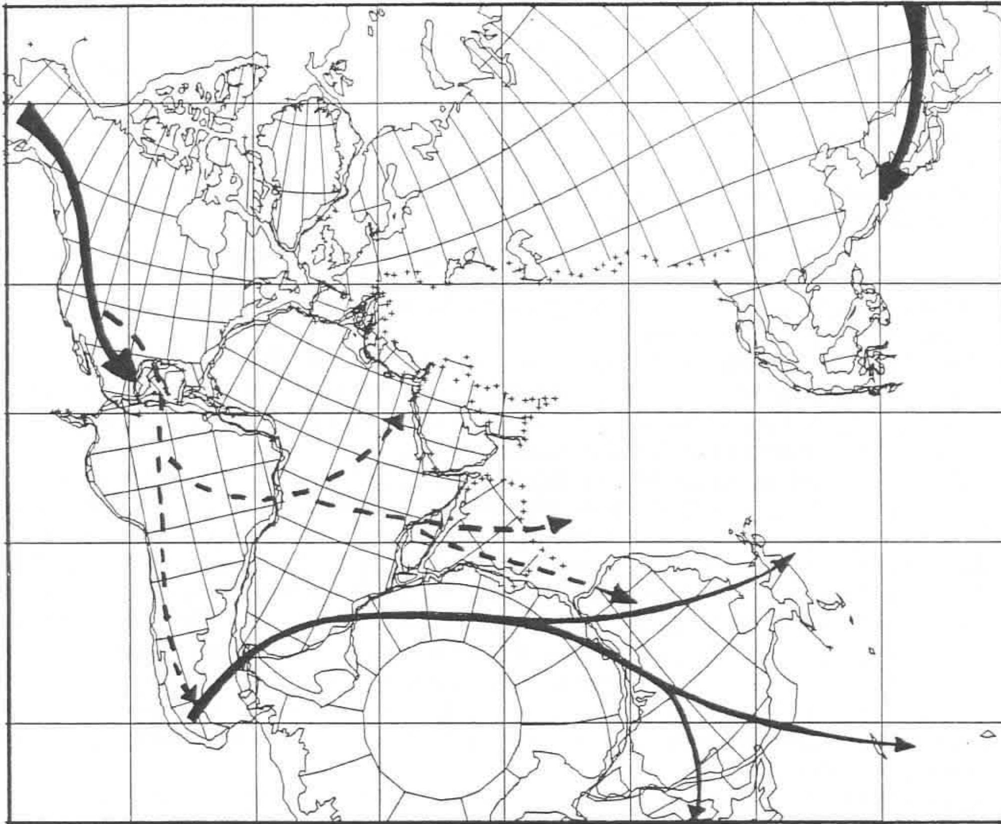
Bien que le constat biogéographique actuel ne puisse nous apporter aucune démonstration irréfutable de l'histoire paléobiogéographique et qu'une grande prudence s'impose quant au calendrier des diverses étapes, nous pensons que les *Neanurinae* sont un modèle particulièrement favorable à l'étude parallèle des divergences évolutives et des ségrégations géographiques même si nous ne pouvons dépasser le stade des hypothèses comme dans toute analyse de ce type.

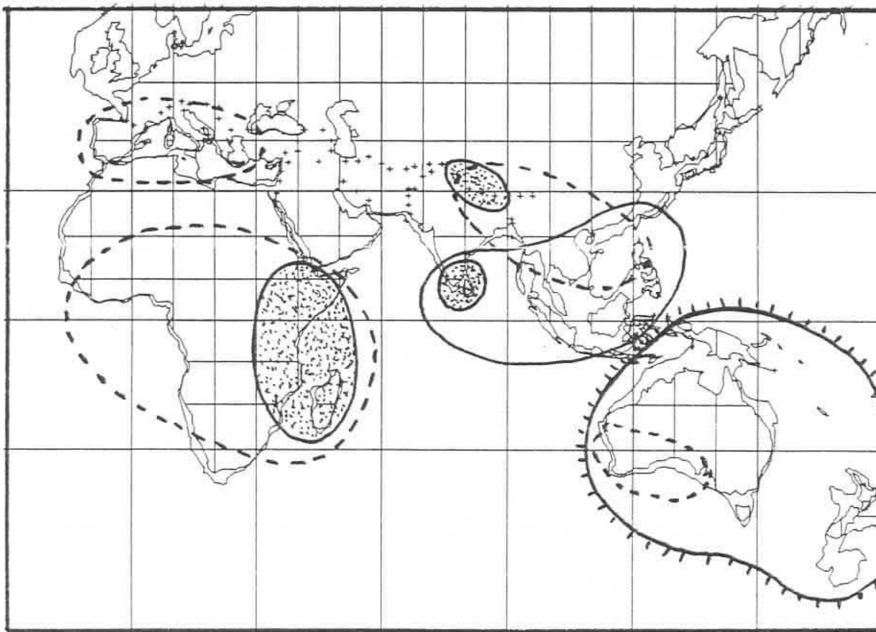
Compte tenu de la localisation actuelle des formes de passage entre *Pseudachorutinae* et *Neanurinae*, il est logique de faire débuter l'histoire de ces derniers sur des terres amphiberingiennes, bouclier Nord-Canadien ou Nord-est Sibérien, le refuge alaskien ayant permis la conservation de quelques phylums primitifs comme les *Morulodini* qui ne s'en sont guère écartés, si ce n'est pour migrer le long de la côte ouest des Etats-Unis.

Les *Neanurini* à pièces buccales de type anuridien ont une répartition bipolaire: Est du continent américain et région méditerranéenne, où les *Lathriopyga*, puis les *Monobella* ont acquis une maxille styliforme. Ce groupe que nous avons qualifié d'occidental, a sans doute bénéficié très tôt des possibilités de migration à travers les connexions laurasiatiques pendant la majeure partie du Mésozoïque (fig. 2).

Quant au groupe oriental, une de ses branches s'étend de l'Alaska au

Figure 3: En haut, expansion des *Paranura* à pigment hypodermique bleu (flèches épaisses), des *Paleonurini* primitifs (tirets), des *Paleonurini* de type australonurien (flèches fines). (fond d'après Smith et Briden 1977, Jurassique inférieur). En bas, principales aires de différenciation des *Paleonurini* évolués: Tirets: bilobelliens. Grisé: phylliomeriens. Trait simple: blasconuriens. Trait crénelé: australonuriens. (fond d'après Smith et Briden 1977, actuel).





Japon le long des côtes occidentales du Pacifique; l'autre se développe d'une part vers l'Ouest jusqu'à l'extrême Sud de la Péninsule ibérique (*Neanura, Endonura, Deutonura, Catalanura*), d'autre part vers l'Europe orientale où s'isolent du Caucase aux Alpes un certain nombre de genres spécialisés à évolution hétérogastrique (*Thaumanura, Caucasanura, Cansilianura, Ghirkanura*) dont la richesse peut sans doute s'accroître dès que seront mieux répertoriées les faunes d'Asie centrale. Seules les populations parthénogénétiques de *Neanura muscorum* pourront franchir au Sud le 30° LN, gagner à l'Ouest le continent américain et au Nord les terres débarrassées des glaciers pleistocènes, bénéficiant dans leur expansion des migrations humaines récentes.

Cette répartition des *Neanurini* n'est pas sans rappeler celle des *Morulinae* essentiellement péripacifiques, de la Californie au Japon, avec trois isolats orophiles dans les Carpathes, le Caucase et l'Himalaya, en plus de l'avancée Nord-sibérienne.

Les *Lobellini* semblent relayer les *Neanurini* en direction de l'Asie méridionale à partir de la côte asiatique du Pacifique (fig. 2). Ils se mèlent étroitement à ces derniers en Corée et au Japon, où l'hypertrophie de la mandibule caractérise les *Crossodonthina*.

Vers l'Est ils atteindront la Péninsule indienne où ils paraissent peu abondants si ce n'est au Bengale et en Assam centre de différenciation des *Hyperlobella*. Ils ne pénètrent qu'exceptionnellement dans l'Himalaya. Par contre la nappe lobellienne va se déployer largement en Asie du Sud-Est, en Océanie et dans la partie Nord de la province australienne. A l'Ouest de l'Inde la présence de *Yuukianura* côtiers à l'île de la Réunion s'explique par l'écologie de ces formes pour qui l'Océan n'est pas une barrière infranchissable. Quant à l'existence de *Lobellina ionescui* à Cuba et de *"Lobella" palmeri* aux U.S.A., ce sont là deux cas isolés peut-être liés à une introduction accidentelle récente et qui demanderaient une analyse plus poussée.

Les *Paranurini* plésiomorphes (3 yeux, pigment bleu présent) ont une distribution amphipacifique manifeste du Mexique (Deharveng & Palacios-Vargas 1987) au Japon (fig. 1). La perte du pigment hypodermique et d'une cornéule conduit aux *Paranura* les plus évolués dont l'expansion va se faire vers l'Asie du Sud-Est et le Subcontinent indien, un peu à la manière des *Lobellini*, l'extrême avancée vers l'Ouest étant concrétisée par la présence de *Paranura tamul* en Inde du Sud (Cassagnau 1988). Seul *P. sexpunctata* persiste en Scandinavie comme trace d'une migration laurasiatique vers l'Est à partir du centre de dispersion néarctique.

Les *Sensillanurini* se différencient sur place en Amérique du Nord, gagnant l'Amérique centrale et le Nord de l'Amérique du Sud où ils sont connus du Vénézuela à l'Equateur, sur la côte Occidentale. Ici aussi les connexions laurasiatiques ont pu favoriser une migration vers l'Est de cette lignée dont la forme européenne *S. austriaca* apparaît comme un vestige.

Toutes les lignées que nous venons d'évoquer ont donc à l'origine une histoire se déroulant sur la masse continentale située au Nord de la Téthys et certaines n'ont du pénétrer que récemment (à partir du Miocène?) sur la frange orientale des terres gondwanes (*Paranura* apomorphes et *Lobellini*).

Il n'en est pas de même des *Paleonurini* dont la répartition ne peut se comprendre que si l'on associe les étapes successives de leur évolution aux péripéties du morcellement du Gondwana (fig. 3).

Les formes a- ou paucituberculées sont répandues de l'Amérique du Sud à l'Océanie et constituent l'essentiel des formes d'Afrique et de Madagas-

car, où au Sud du Sahara des *Paleonurini* sont les seuls *Neanurinae* connus, avec une nette dominance des lignées de type lobellien. Si en Amérique du Sud ne persistent qu'un petit nombre de formes primitives paucituberculées, la ségrégation dans les massifs montagneux d'Afrique et d'Asie conduit à l'émergence de genres hyperévolués présentant parfois une spéciation de type "explosif" et un microendémisme intense, phénomène sans doute relativement récent si l'on en juge par l'évolution en clines géographiques ou écologiques de certain caractères morphologiques rendant parfois délicate la caractérisation des espèces. On peut citer ici les *Phylliomeria, Elgonura, Adbiloba* en Afrique orientale, *Blasconura, Calvinura, Nilgirella, Tamulmeria* des massifs du Sud de l'Inde, *Chaetobella, Travura, Himalmeria, Gnatholonche, Nepalimeria* ... de l'Himalaya, *Siamanura, Thaïanura, Rambutanura, Womersleya* de la Péninsule indochinoise.
Au Nord s'individualise le genre *Bilobella,* seule intrusion de la tribu dans le domaine paléarctique autour de la Méditerranée. La paléantarctide voit se développer une lignée australonurienne quelque peu autonome qui aura son maximum d'extension dans la province australienne et semble s'enraciner dans *Paleonura limnophila* de Patagonie.

CONCLUSIONS.

Il ressort de cette analyse que la mise en évidence des liens de parenté conduisant à la structuration de catégories taxinomiques supragénériques s'appuie sur des fils conducteurs souvent peu spectaculaires qui doivent être testés au préalable sur l'ensemble du groupe à morceler.

Ces caractères ne sont pas forcément de même nature que ceux qui servent à définir les genres ou à caractériser les espèces au sein des lignées. Nous savons que chez les *Neanurinae* l'évolution de la chétotaxie et de la tuberculisation offre d'excellents critères dans ce but. Mais on doit éviter de les utiliser à un niveau supragénérique même s'ils apparaissent comme des apomorphies incontestables. Tout se passe comme si ces tendances évolutives pouvaient émerger à différents niveaux de la cladogenèse, sur des rameaux indépendants avec une signification différente. Un exemple de ces apomorphies asynchrones nous est donné par le caractère n°5 vu plus haut (soudure centrifuge des soies dorso-internes du 5ème tergite abdominal avec les groupes plus latéraux).

Touchant les formes primitives atuberculées de *Paleonurini,* il apparaît comme l'indice d'une cladogenèse conduisant à la réalisation de la lignée bilobellienne. Son apparition secondaire chez des espèces à tuberculisation générale du corps (*Morulodes, Pumilinura, Riozura, Americanura, Zelandanura*), le subordonne alors aux autres caractères de poids phylétique supérieur. La transformation des pièces buccales en stylets suceurs de même n'aura pas la même valence phylétique chez les *Paranura* primitifs et chez *Lathriopyga longiseta* ou *Morulodes setosus.*

Seule une bonne connaissance préalable du comportement global des caractères permettra leur pondération raisonnée et la levée des incertitudes inhérentes à toute reconstitution phylétique.

BIBLIOGRAPHIE

Boerner C. (1906) Das System der Collembolen nebst Beschreibung neuen Collembolen des Hamburger Naturhistorischen Museums. Mitt. Naturh. Mus. Hamburg, 23 :147-188.

Caroli E. (1912) Contribuzioni alla conoscenza dei Collemboli italiani. I/La tribu degli Achorutini C.G. (1906). Arch. Zool. ital., 6 :349-374.

Cassagnau P. (1955) Sur un essai de classification des Neanuridae holarctiques et sur quelques espèces de ce groupe. Rev. Fr. Ent., 22 : 134-163.
Cassagnau P. (1980) Nouveaux critères pour un redécoupage phylogénétique des Collemboles Neanuridae (S. Massoud 1967). Proc. 1t Intern. Semin. Apteryg. Siena :115-132.
Cassagnau P. (1982) Sur les Neanurinae primitifs suceurs et les lignées qui en dérivent (Collemboles). Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 3 (3) :1-11.
Cassagnau P. (1983) Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. Nouv. Rev. Ent., 13 (1) :3-27.
Cassagnau P. (1986) Sur l'évolution des Neanurinae paucituberculés à pièces buccales réduites (Collemboles). Proc. 2nd Intern. Semin. Apteryg. Siena :313-317.
Cassagnau P. (1988) Les Collemboles Neanurinae des massifs du Sud de l'Inde et de Ceylan. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 5 (4) :21-51.
Cassagnau P. & Palacios-Vargas J.G. (1983) Contribution à l'étude des Collemboles Neanurinae d'Amérique latine. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 4 (1) :1-16.
Chernova H.M. & al. (1988) Faune des Collemboles d'URSS (en russe). Acad. Sc. Moscou :1-214.
Christiansen K. & Bellinger P. (1980) The Collembola of North America. North of Rio Grande. Vol.I. Publ. Grinnell College, Iowa :1-386.
Deharveng L. (1981) La chétotaxie dorsale de l'antenne et son intérêt phylogénétique chez les Collemboles Neanuridae.. Nouv. Rev. Ent., 11 :3-13.
Deharveng L. (1983) Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée néanurienne. Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse, 4 (2) :1-63.
Deharveng L. & Palacios-Vargas J.G. (1987) Quatre nouvelles espèces mexicaines de Neanurinae (Collemboles). Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 123 :105-114.
Denis J.R. (1933) Collemboles du Costa-Rica avec une contribution au species de l'ordre (2° note). Bull. Lab. Zool. gen. agr. Portici, 27 :222-322.
Fjellberg A. (1985) Arctic Collembola. I/Alaskan Collembola of the families Poduridae, Hypogastruridae, Odontellidae, Brachystomellidae and Neanuridae. Entomol. Scandin., spt 21 :1-126.
Handschin E. (1929) Ur Insekten order Apterygota. in F. Dahl : Die Tierwelt Deutschlands, 61 :1-150.
Linnaniemi W.M. (1912) Die Apterygotenfauna Finlands II. Spezieller Teil. Acta Soc. Sci. fenn., 40 (5) :1-361.
Massoud Z. (1967) Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. in Biol. Am. austr. CNRS, 3 :7-400.
Smith A.G. & Briden J.C. (1977) Mesozoic and Cenozoic Paleocontinental Maps. Cambridge University Press :1-63.
Stach J. (1951) The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of insects (Family Bilobidae). Acta Mon. Mus. Hist. nat. Cracovie, 4 :1-97.
Yosii R. (1961) Phylogenetical Bedeutung der Chaetotaxie bei den Collenbolen. Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ., 12 :1-37.
Yosii R. (1977) Critical check list of the Japanese Species of Collembola. Contrib. Biol. Lab. Kyoto Univ., 25 :141-170.